



UMR - BGPI
Biologie et Génétique
des Interactions Plante-Parasite

Equipe Biologie Evolutive des Champignons Phytopathogènes

Séminaire SMACH
14mai 2012

Feed-back loop of evolution and demography in heterogeneous environments

Virginie Ravigné

work in progress with Isabelle Olivieri and Ophélie Ronce, based on earlier work with Ulf Dieckmann and MS thesis of Bojana Stojanova



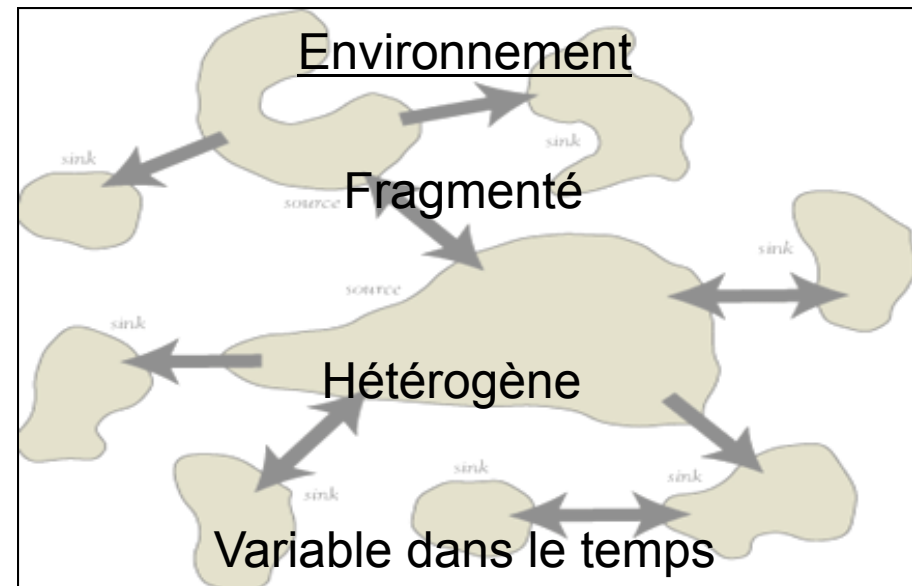
Contexte (agronomique) général

Contexte agro-écologique

Composé de champs et d'une
matrice naturelle

Variétés sensibles vs. résistantes
Champs traités vs. non traités Hôtes
annuels vs. pérennes

Rotations



Peut-on concevoir des paysages agricoles qui canalisent
l'adaptation des ravageurs (« evolution-proof ») ?



How do populations evolve in heterogeneous environments?

Specialisation en env. hétérogène

La théorie de l'adaptation en environnement hétérogène nous donne les facteurs qui influencent l'issue du processus de spécialisation

Ravigné, V., Dieckmann, U., & I. Olivieri. 2009. Live where you thrive: Joint evolution of habitat choice and local adaptation facilitates specialization and promotes diversity. The American Naturalist, 174 (4): E141-E169

Table 1: Overview of some models addressing the evolution and coexistence of specialists and generalists in heterogeneous environments

Reference	Focal research question	Regulation and habitat output	Local-adaptation trade-off	Habitat-choice evolution	Habitat-choice mechanism
-----------	-------------------------	-------------------------------	----------------------------	--------------------------	--------------------------

Note: While most of the 72 models listed in the table adopt a focus on the population ecology and evolutionary ecology of specialization, a few representative models based on community ecology have also been included. The classification below is based on five characteristic dimensions of model differentiation. Focal research question: 1 = maintenance of a local-adaptation polymorphism; 2 = emergence of a local-adaptation polymorphism; 3 = quantitative genetics of local adaptation; 4 = habitat-choice evolution under fixed local adaptation. Regulation and habitat output: 1 = local regulation and constant (trait-independent) habitat output (model 1); 2 = global regulation (model 2); 3 = local regulation and variable (trait-dependent) habitat output (model 3). Local-adaptation trade-off: 1 = does not matter; 2 = linear; 3 = weak; 4 = strong; 5 = particular trade-off function; 6 = general trade-off function. Habitat-choice evolution: 1 = no; 2 = yes. Host-choice mechanism: 1 = no habitat choice (random dispersal); 2 = philopatry; 3 = matching habitat choice (pleiotropically determined by local adaptation); 4 = learned or plastic habitat choice; 5 = habitat choice based on a two-allele mechanism (independent of local adaptation).

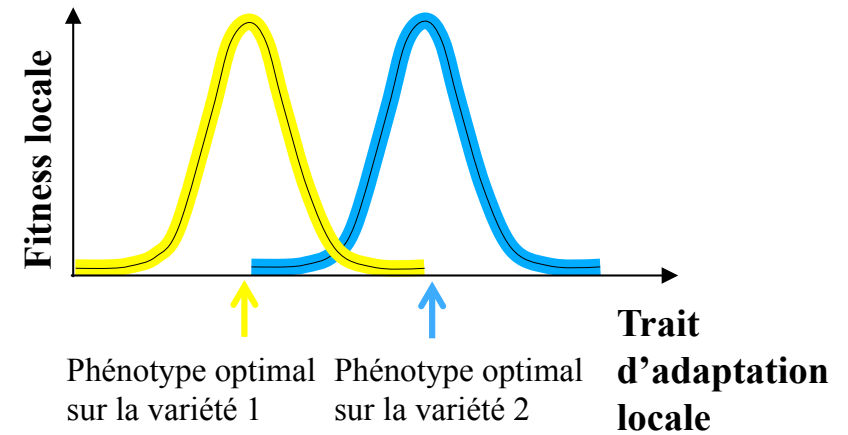
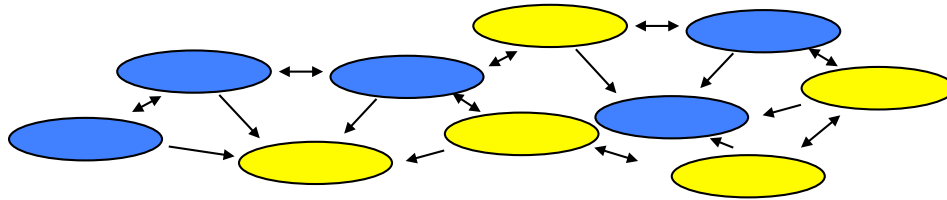
Table 1: Overview of some models addressing the evolution and coexistence of specialists and generalists in heterogeneous environments

Reference	Focal research question	Regulation and habitat output	Local-adaptation trade-off	Habitat-choice evolution	Habitat-choice mechanism
Abrams 2006b	1	3	5	1	3, 4
Balkau and Feldman 1973	1	1	1	1	2
Beltman and Haccou 2005	2	3	5	2	4
Beltman and Metz 2005	2	3	5	2	4, 5
Beltman et al. 2004	1	3	5	1	4
Brown 1990	2	3	3	1, 2	4, 5
Brown 1998	2	3	3	1, 2	4, 5
Brown and Pavlovic 1992	2	3	6	1	2
Bulmer 1972	1	1	1	1	2
Castillo-Chavez et al. 1988	1	2	2	2	5
Christiansen 1974	1	1	1	1	2
Christiansen 1975	1	1, 3	1	1	2
Czochor and Leonard 1982	1	1, 2	1	1	1
Day 2001	2	3	5	1	2
de Meeûs and Goudet 2000	2	1, 2	2	1	1
de Meeûs et al. 1993	1, 2	1, 2	1	1, 2	1, 3
Deakin 1966	1	1	1	1	2
Deakin 1968, 1972	1	1	1	1	2
Dempster 1955	1	2	1	1	1
Diehl and Bush 1989	1	1	1	2	2, 5
Doyle 1975	4	1, 2	1	2	5
Egas et al. 2004	1, 2	3	5	1	3
Fretwell and Lucas 1970; Fretwell 1972	4	1, 3	1	2	3
Fry 2003	2	1	4	2	5
Fryxell 1997	4	3	1	2	5
García-Dorado 1986	1	1	1	1	3
García-Dorado 1987	1	1	1	2	3
Gliddon and Strobeck 1975	1	1	1	1	1
Hedrick 1990a	1	1	1	1	3
Hedrick 1990b	1	1, 3	1	1	3
Holsinger and Pacala 1990	2	1, 2	1	1	1
Holt and Gaines 1992	2	2	2	1	2
Holt 1985	4	1, 3	1	2	3
Jaenike and Holt 1991	2	2, 3	1	1	3, 5
Johnson et al. 1996	1	1	1	2	2, 5
Karlin 1982	1	1, 2	1	1	1, 2
Karlin and Campbell 1981	1	1, 2	1	1	1, 2
Karlin and McGregor 1972	1	1	1	1	2
Kawecki 1997	1	1	6	2	2, 5
Kisdi 2001	2	1	6	1	1
Kisdi 2002	2	3	5	2	2
Kisdi and Geritz 1999	2	1	5	1	2
Lawlor and Maynard Smith 1976	1	3	6	1, 2	5
Levene 1953	1	1	1	1	1
Levins 1962	1	2, 3	6	1	1
Levins 1963	1	1, 2	5	1	4, 5
Arthur 1966	1	1	5	1	1, 2
Levins 1964	1	2	1	1	1, 2
Levins 1967	1	1	5	1	5
Levins 1966	1	1	1	1	2
and Hoekstra 1980	1	1	1	1	2
It 1992	4	1	1	2	2, 4
997	2	1	5	1	2
i 2000	1	1, 3	1	1	1
inen 2008	2	3	5	1	2
1	1	1	1	1	1, 2
1, 4	1	1	1	2	5
1, 4	1	1	1	2	5
04	1	1, 2, 3	1	1	1, 3
ilson 1998	1	3	5	1	3
1	1	3	6	2	4, 5
06a	2	1, 3	5	1	1
07	2	1, 3	5	2	3, 4
ng 1999	2	1, 2, 3	5	1	2
wecki 2004	1	1	5	1	2
rothman 1981	1	1, 2	1	1	3
991	3	1, 2	5	1	1
997	3	1, 2	5	1	1
4	1, 2	1	2	5	
iman 1993	1	1	1	1	2
imura 1994	1	1, 3	5	1	3
rue 2006	1	1	1	1	2
1, 2, 4	1, 2, 3	6	1, 2	5	

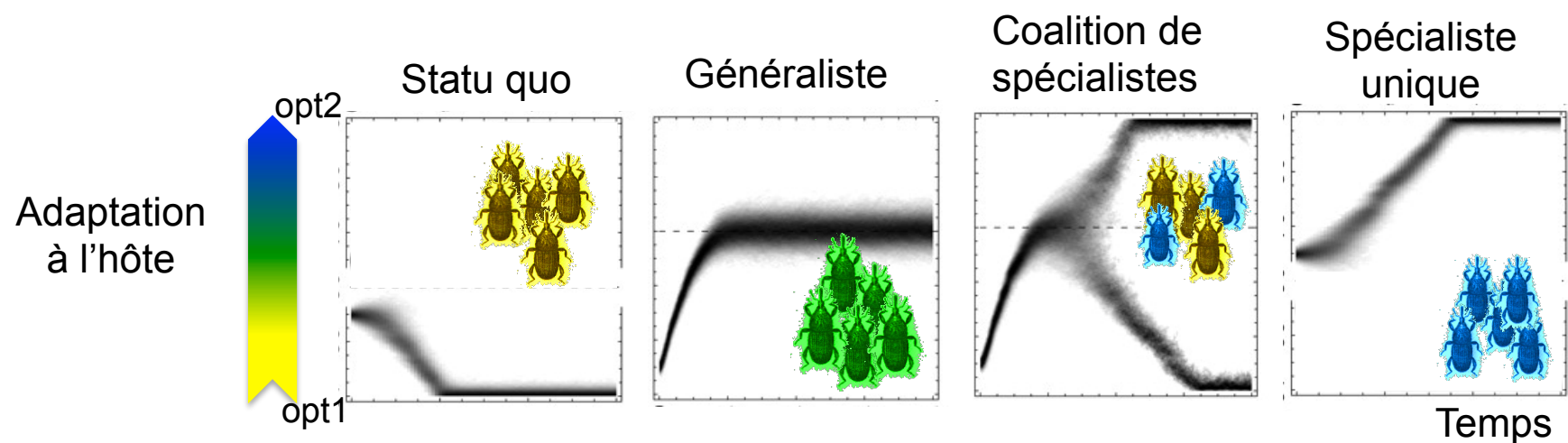
t of the 72 models listed in the table adopt a focus on the population ecology and evolutionary ecology of specialization, a few representative models based on community ecology have also been included. The classification below is based on five characteristic dimensions of model differentiation. Focal research question: 1 = maintenance of a local-adaptation polymorphism; 2 = emergence of a local-adaptation polymorphism; 3 = quantitative genetics of local adaptation; 4 = habitat-choice evolution under fixed local adaptation. Regulation and habitat output: 1 = local regulation and constant (trait-independent) habitat output (model 1); 2 = global regulation (model 2); 3 = local regulation and variable (trait-dependent) habitat output (model 3). Local-adaptation trade-off: 1 = does not matter; 2 = linear; 3 = weak; 4 = strong; 5 = particular trade-off function; 6 = general trade-off function. Habitat-choice evolution: 1 = no; 2 = yes. Host-choice mechanism: 1 = no habitat choice (random dispersal); 2 = philopatry; 3 = matching habitat choice (pleiotropically determined by local adaptation); 4 = learned or plastic habitat choice; 5 = habitat choice based on a two-allele mechanism (independent of local adaptation).

Spécialisation en environnement hétérogène

Paysage = population subdivisée



Des issues contrastées :



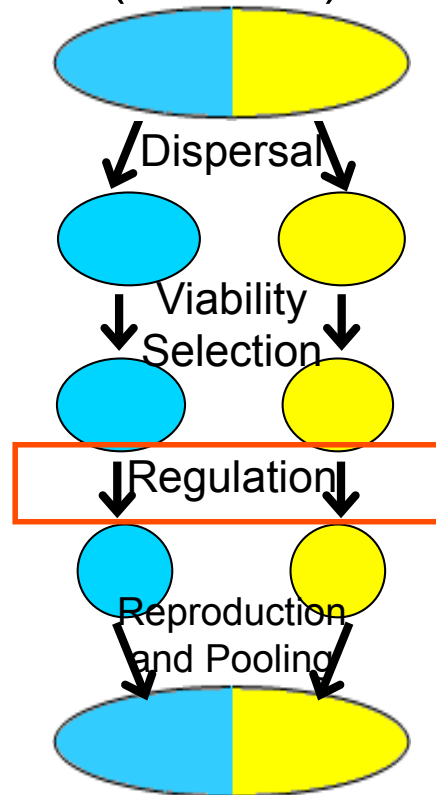
Facteur déterminants de l'évolution de la spécialisation

Importance :

- des contraintes génétiques sur le trait sous sélection
- de l'intensité du trade-off entre hôtes
- de la migration entre hôtes (mode et niveau)
- du régime de régulation de la densité des populations
- de la fréquence et de la capacité biotique de chaque hôte
- de l'agencement spatial des hôtes

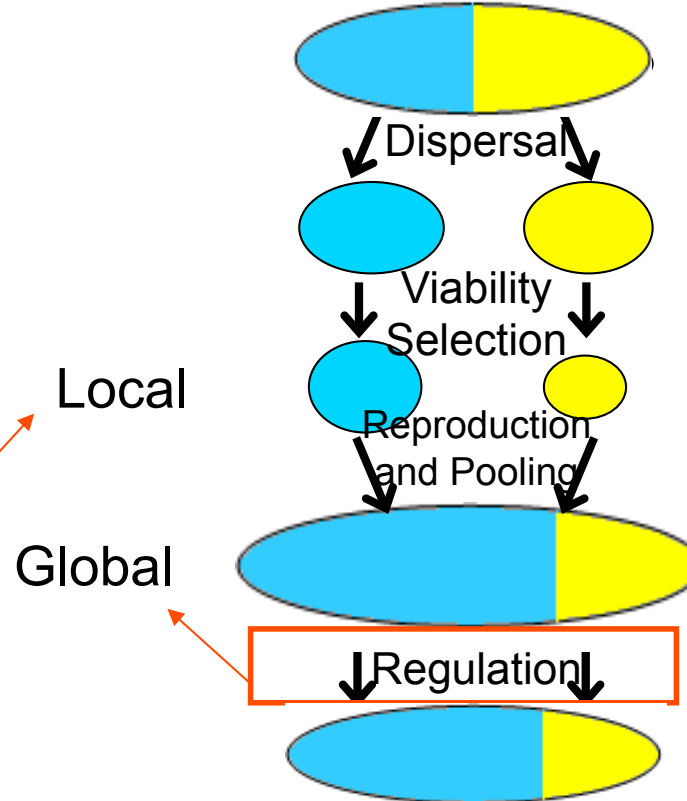
The importance of the life-cycle

Levene 1953
(Model 1)



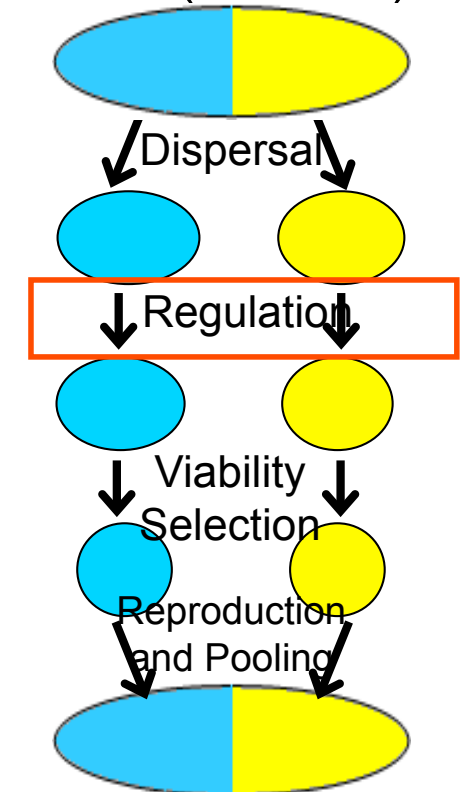
- Constant contribution of habitats
- Allows the maintenance of local adaptation polymorphism
- Soft selection

Dempster 1955
(Model 2)



- Variable contribution of habitats
- No local adaptation polymorphism
- Hard selection

Ravigné et al.
2004 (Model 3)



The importance of the life-cycle

Marked qualitative differences in the issue of adaptation process depend on two aspects of life cycles :

Is density regulation local or global ?

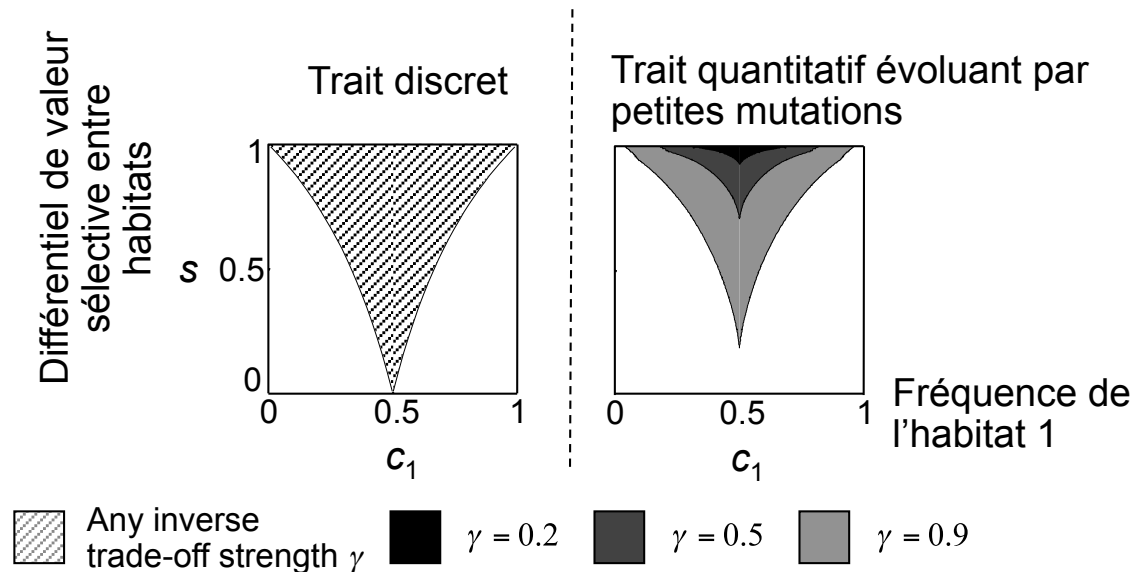
Is habitat output dependent on its genetic composition rather than on habitat characteristics ?

	Local regulation	Global regulation
Variable output	Model 3	Dempster
Constant output	Levene	Infeasible

Importance des contraintes génétiques du trait sous sélection

Trait discret ou quantitatif

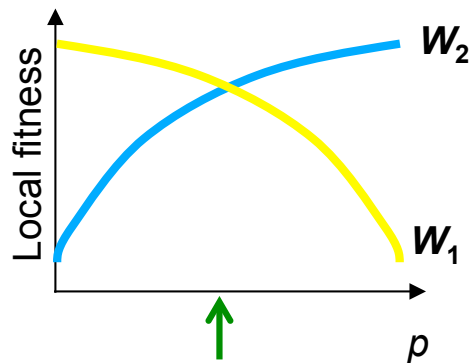
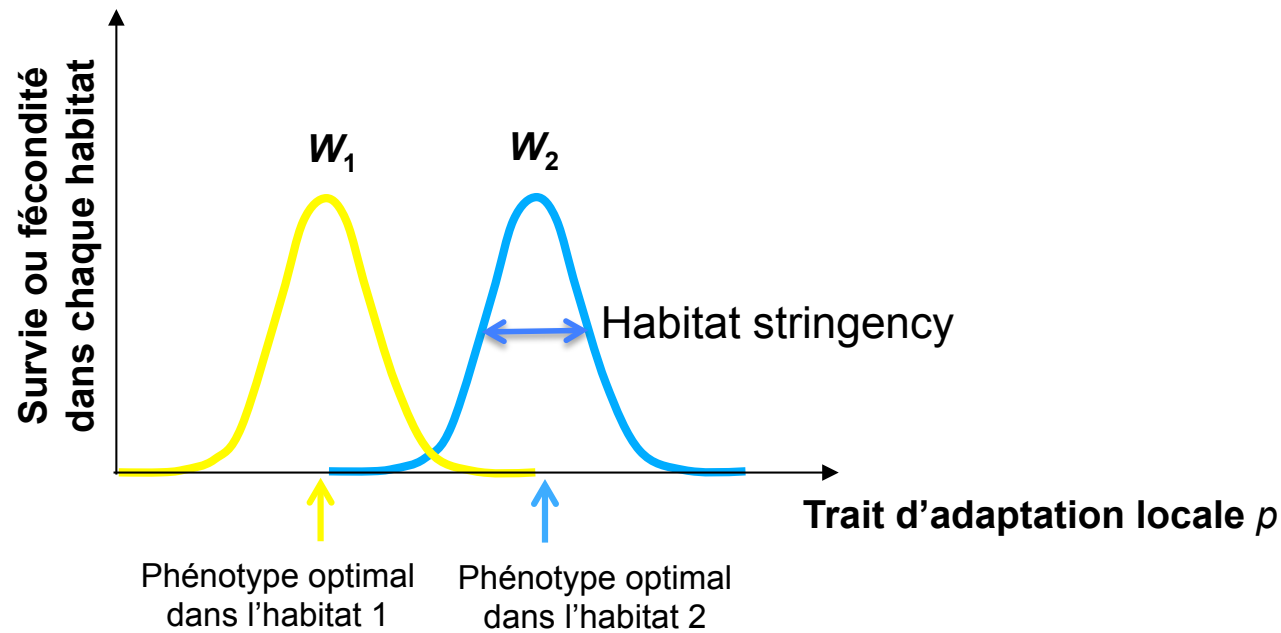
Exemple : conditions de maintien de spécialistes de chacun des deux habitats



Hypothèses : habitats saturés, régulation locale, distribution aléatoire entre habitats

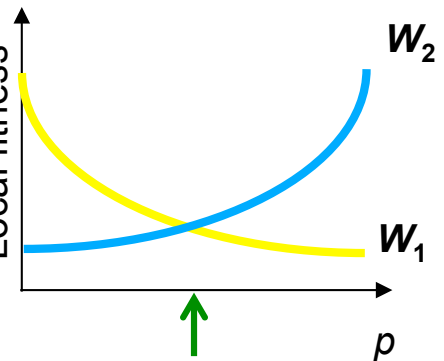
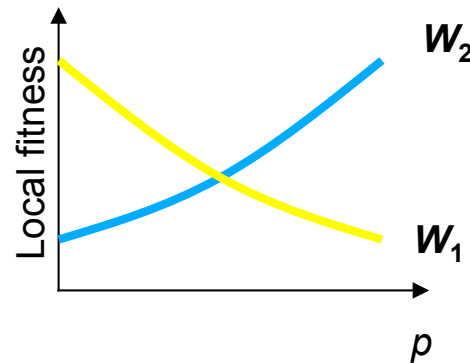
Et plus précisément : nombre de locus, interactions épistatiques, pléiotropie, système de reproduction...

Les compromis (trade-off) d'adaptation locale



Le généraliste a une bonne valeur sélective

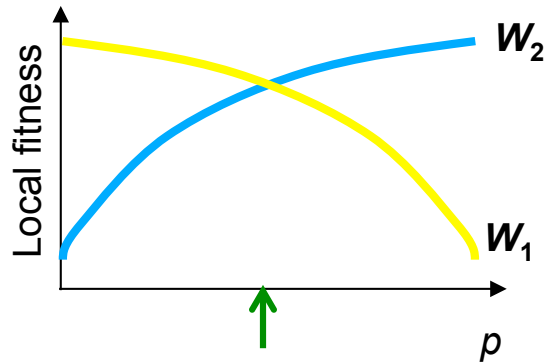
Compromis concave



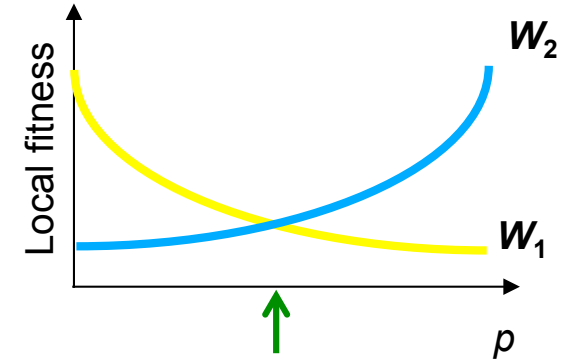
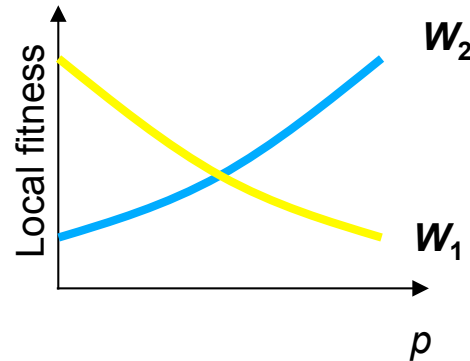
Le généraliste a une mauvaise valeur sélective

Compromis convexes

Les compromis (trade-off) d'adaptation locale

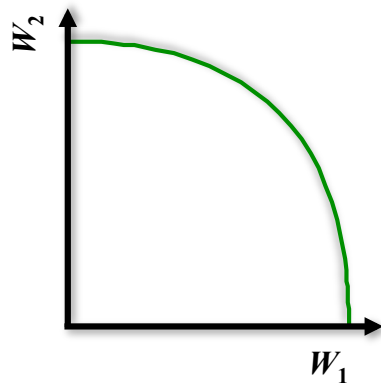


Le généraliste a une bonne valeur sélective

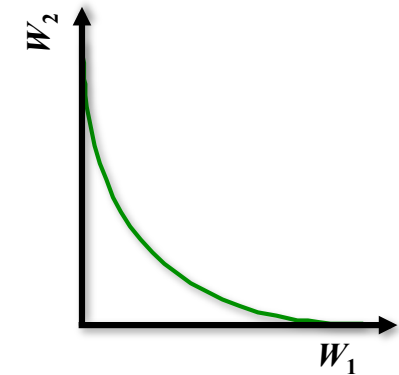
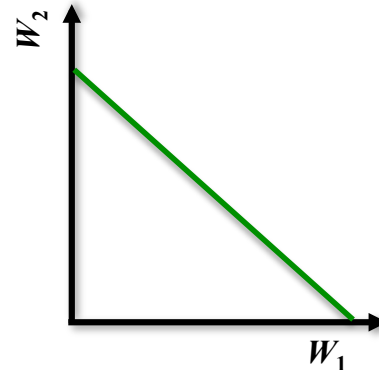


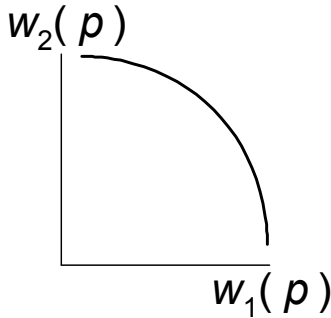
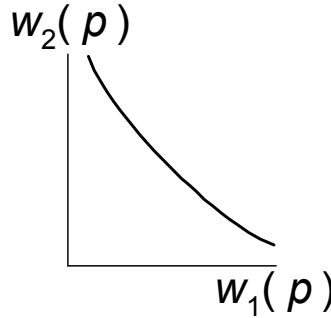
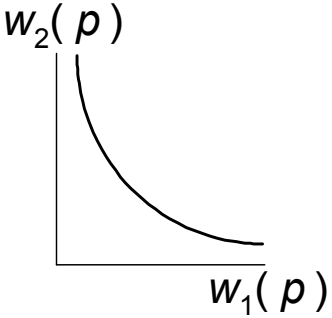
Le généraliste a une mauvaise valeur sélective

Compromis concave/faible



Compromis convexes/forts



Local adaptation trade-off	 <p>Concave tradeoff</p>	 <p>Slightly convex trade-off</p>	 <p>Very convex trade-off</p>
Evolution of local adaptation under fixed and unconditional host choice			
Constant host outputs (Soft selection)	Evolutionary attractor 1 intermediate local adaptation phenotype	Branching 2 specialists	Bistability 1 specialist
Variable host outputs (Hard sel. + Model 3)			
Joint evolution of local adaptation and host choice			
Constant host outputs (Soft selection)	Local regulation (Soft sel. and Model 3)	Branching 2 specialists	Bistability 1 specialist in ideal free distribution
Variable host outputs (Hard selection and Model 3)			
	Global regulation (Hard sel.)	Bistability 1 specialist leaving an empty niche	

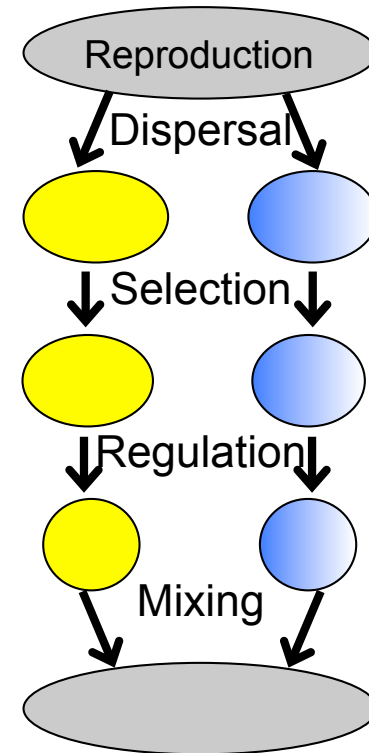
Questions

Quelles sont les conditions d'émergence d'un ravageur sur un nouvel hôte ?

A priori le ravageur n'est pas adapté au nouvel hôte

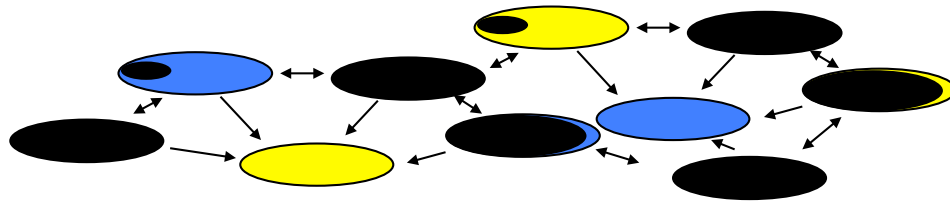
Donc il y a peu de chance qu'il sature cet hôte

- Quelles sont les conditions de l'adaptation à un nouvel hôte ?
- Est-ce que la dynamique source-puits affecte la diversification ?

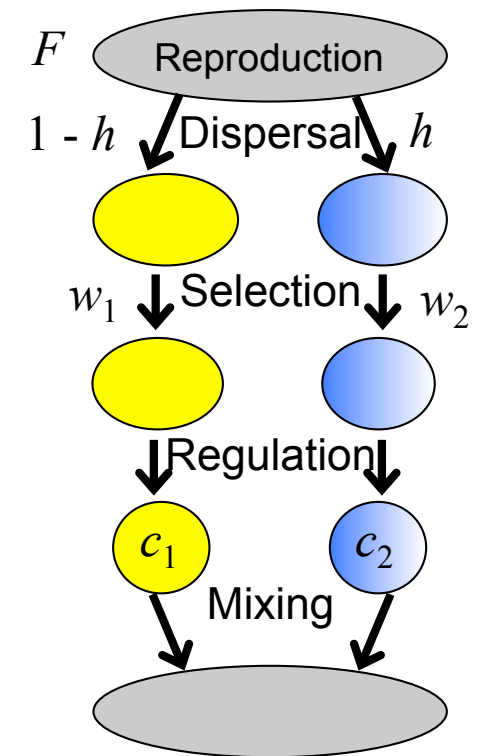
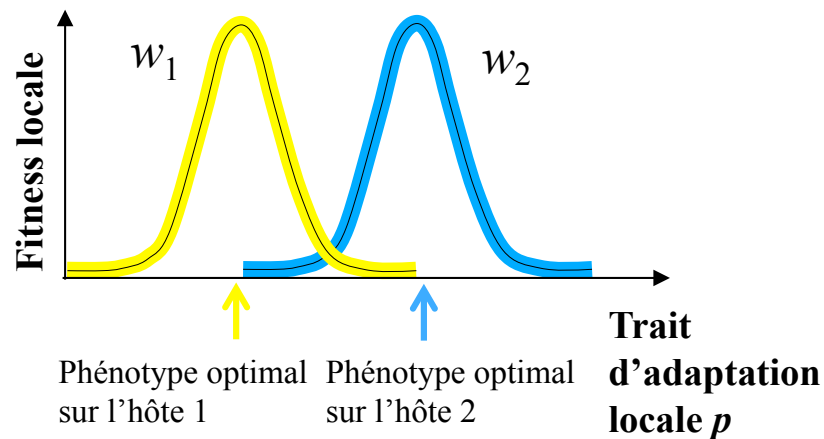


Les ingrédients du modèle

Quelles sont les conditions d'émergence d'un pathogène sur un nouvel hôte ?



Deux traits : p adaptation locale et h choix d'habitat



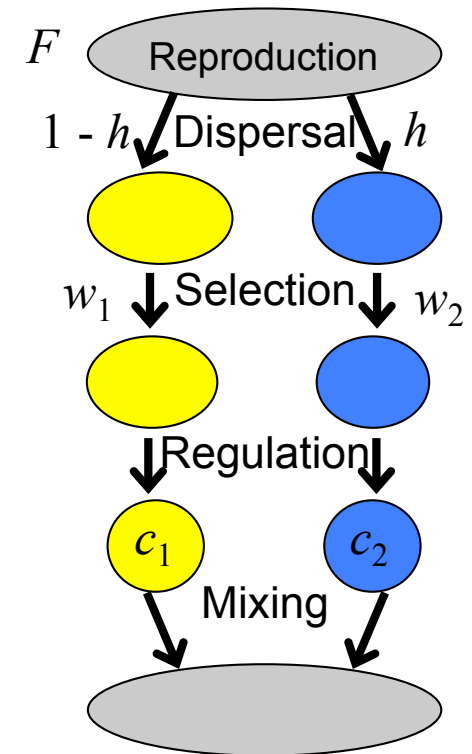
Les maths 1 : Evolution

Lorsque les deux variétés sont saturées, la valeur sélective d'une population mutante dans une grande population résidente est :

$$s_{p,h}(p_m, h_m) = \ln \left[c_1 \frac{(1 - h_m)w_1(p_m)}{(1 - h)w_1(p)} + c_2 \frac{(1 - h_m)w_1(p_m)}{(1 - h)w_1(p)} \right]$$

Lorsque seule la variété 1 est saturée :

$$s_{p,h}(p_m, h_m) = \ln \left[(1 - Fhw_2(p)) \frac{(1 - h_m)w_1(p_m)}{(1 - h)w_1(p)} + c_2 Fh_m w_2(p_m) \right]$$



Les maths 2 : Dynamique de population

La population est viable si et seulement si:

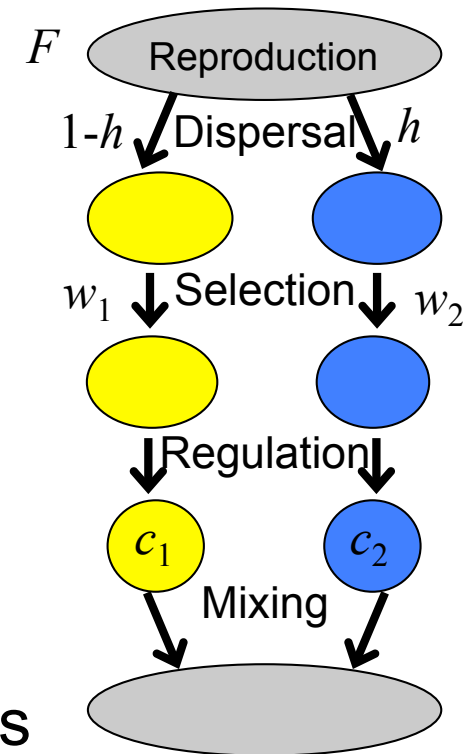
$$F((1-h)w_1(p) + hw_2(p)) > 1$$

La variété 1 est saturée et la variété 2 est désaturée ssi:

$$F(1-h)w_1(p) > c_1$$

$$Fhw_2(p) < c_2$$

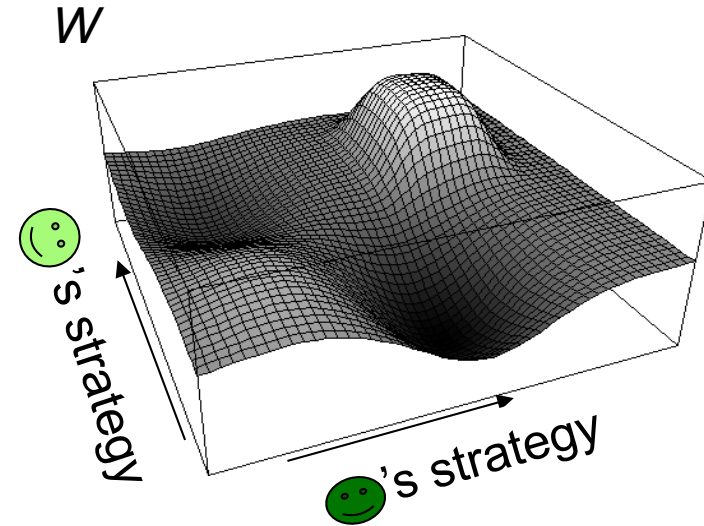
→ Suivre simultanément l'évolution des traits et leur impact sur la démographie



Mathematical analysis – Adaptive dynamics

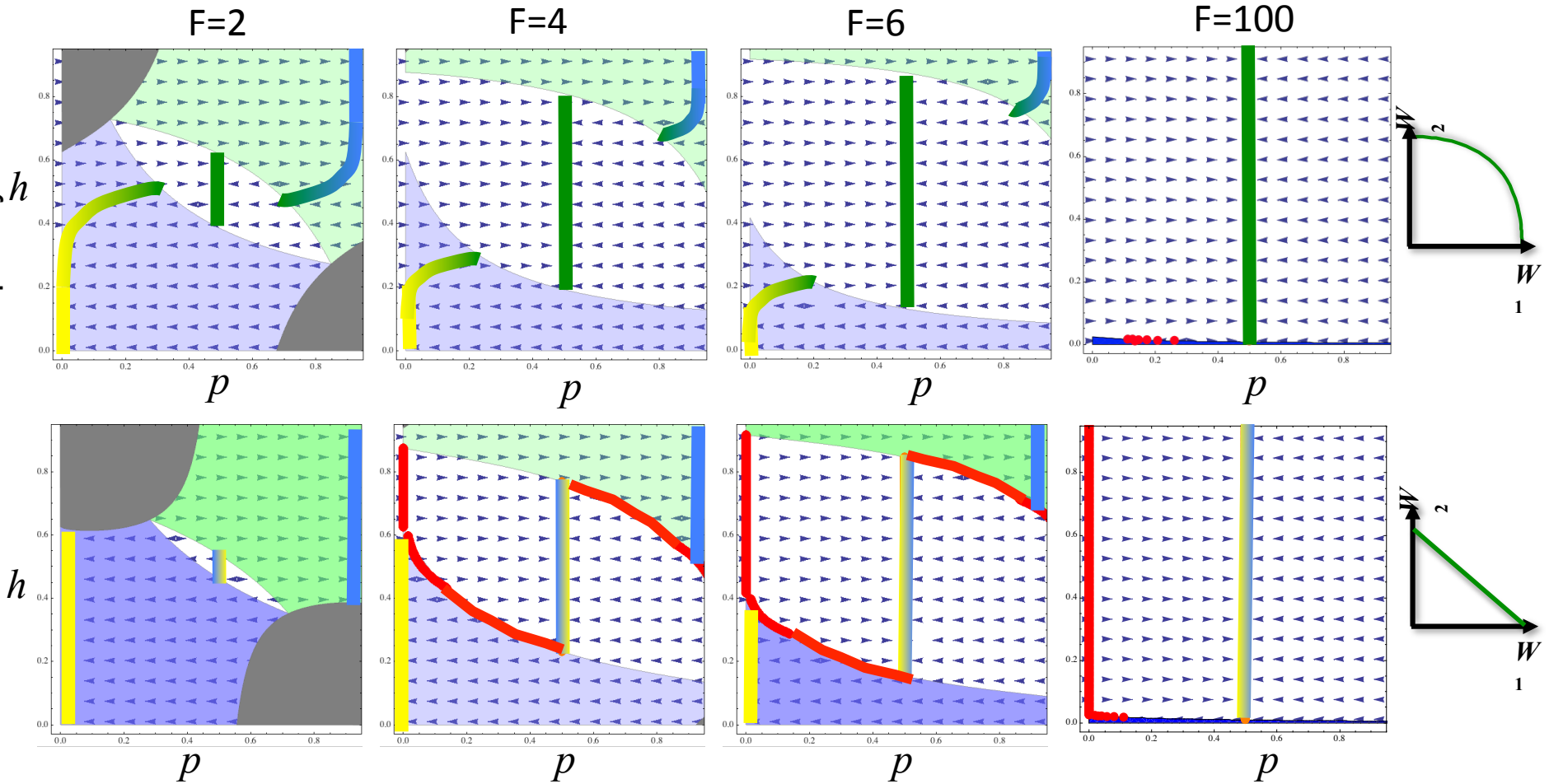
- Assume that all individuals have trait value p 😊
- Calculate the stable demographic structure of such a metapopulation
- Introduce a mutant p_m 😊
- Calculate its fitness (long-term exponential growth rate)
- Analyse this fitness function

$$W = W(\text{😊}, \text{😬}, \text{environment})$$



➡ Identify “singular” values of p :

- | | | |
|-----------------------------------------------------|---|-----------------------|
| ● Evolutionary end-points (attractors): CSS and ESS | ↔ | Stabilizing selection |
| ● Branching points: CSS but not ESS | ↔ | Disruptive selection |
| ● Repellors: not CSS | ↔ | Divergent selection |

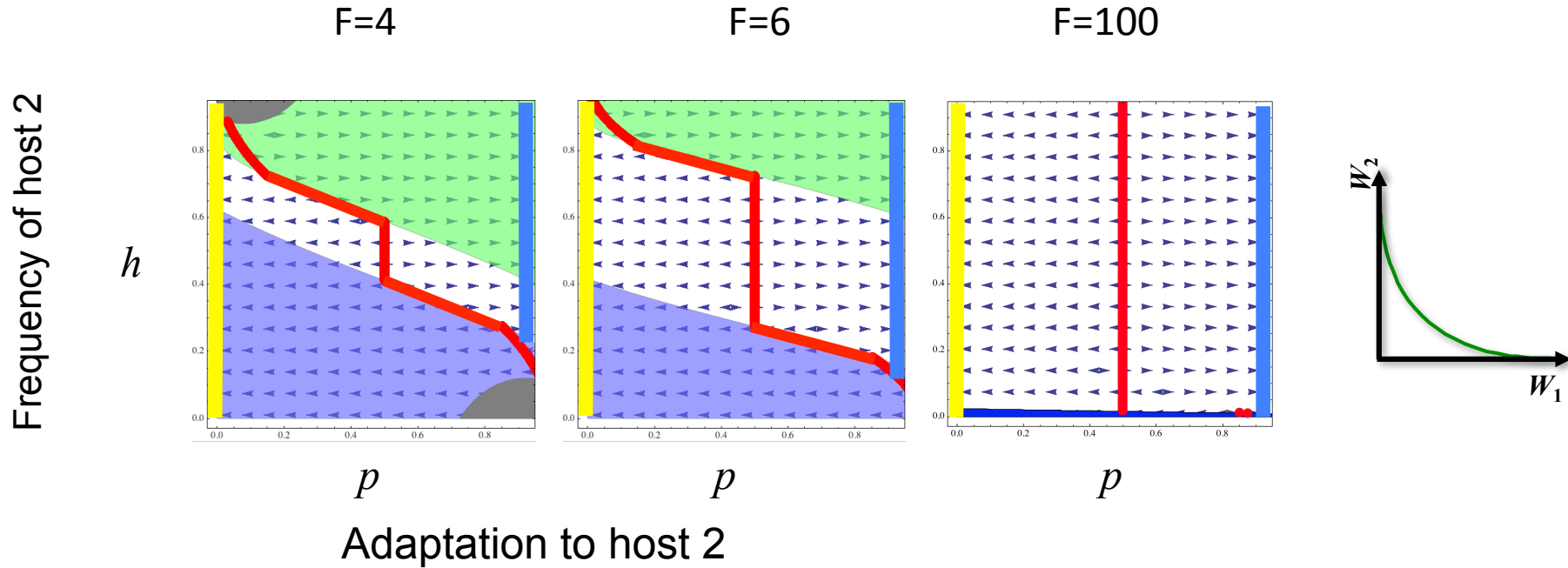


Adaptation to host 2

Sous compromis modéré, la désaturation réduit les gammes de paramètres où la sélection favorise les généralistes et les coalitions de spécialistes

- Une chance de canaliser l'adaptation sur l'ancien hôte ?
- A condition de ne pas planter le nouvel hôte en trop grande fréquence

Hôtes imposant un compromis fort



Sous compromis fort, la désaturation augmente les gammes de paramètres où la sélection favorise l'adaptation au nouvel hôte (forte fréquence)

→ Le choix de la fréquence du nouvel hôte doit tenir compte de la force du compromis

Conclusion

Tous les facteurs importants déterminent l'issue du processus adaptatif par leurs interactions complexes:

- contraintes génétiques sur le trait sous sélection
- l'intensité du trade-off entre hôtes
- migration entre hôtes (mode et niveau)
- régime de régulation de la densité des populations
- fréquence et de la capacité biotique de chaque hôte
- agencement spatial des hôtes

Mais (hors agencement des hôtes) on peut assez facilement émettre des prédictions.

→ Importance de documenter ces aspects

→ Ou si ce n'est pas possible de réaliser une analyse de sensibilité les concernant



Isabelle Olivieri
UM2-ISEM



Ulf Dieckmann
IIASA Austria



Bojana Stojanova



Ophélie Ronce
CNRS-ISEM

Sara Magalhães
U. Lisbon, Portugal

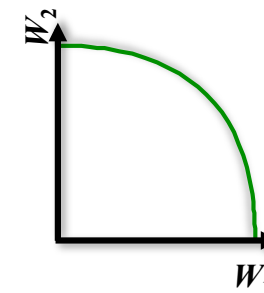


Résultats : La nouvelle variété est plus présente ou plus productive - compromis faible

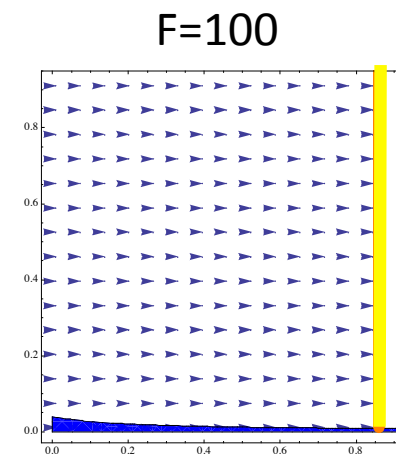
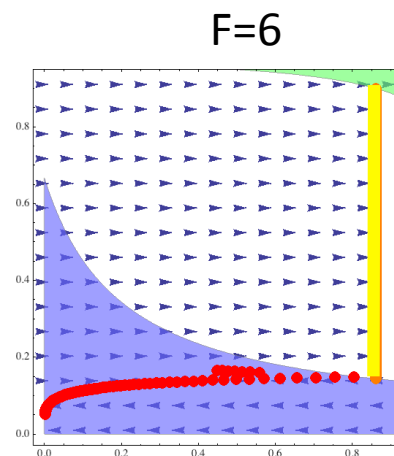
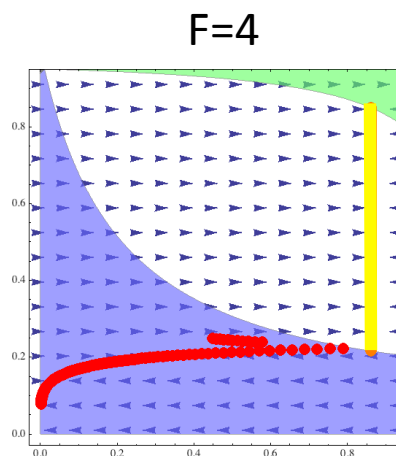
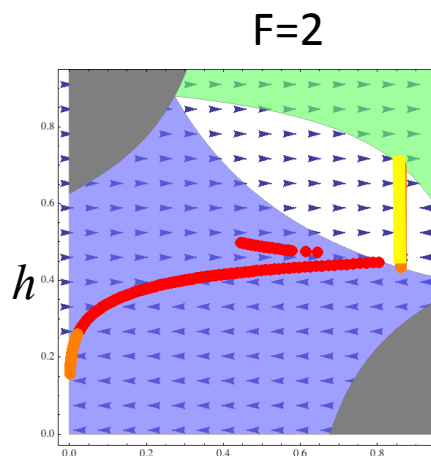
$s=0.8$

Asymmetric $c_1=0.2$ $c_2=0.8$

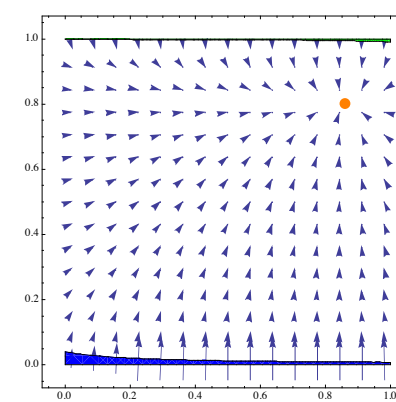
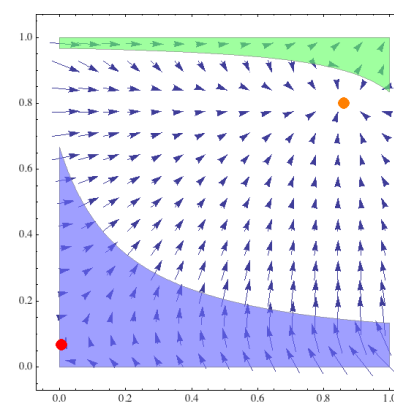
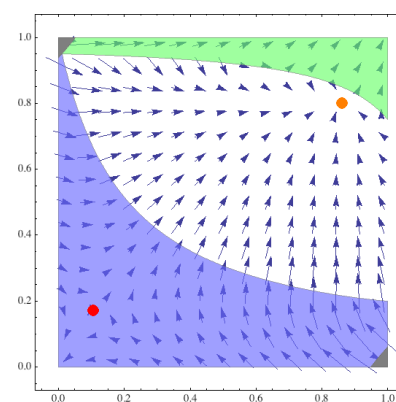
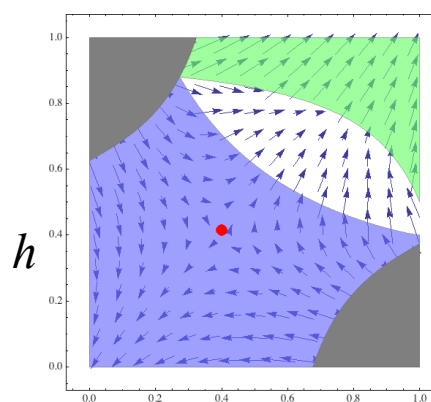
Weak trade-off $\gamma = 1.2$



Seule l'adaptation
locale évolue



Adaptation locale et
choix d'habitat
évoluent conjointement



p

p

p

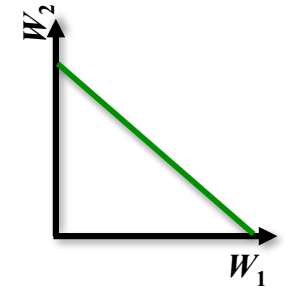
p

Résultats : La nouvelle variété est plus présente ou plus productive - compromis modéré

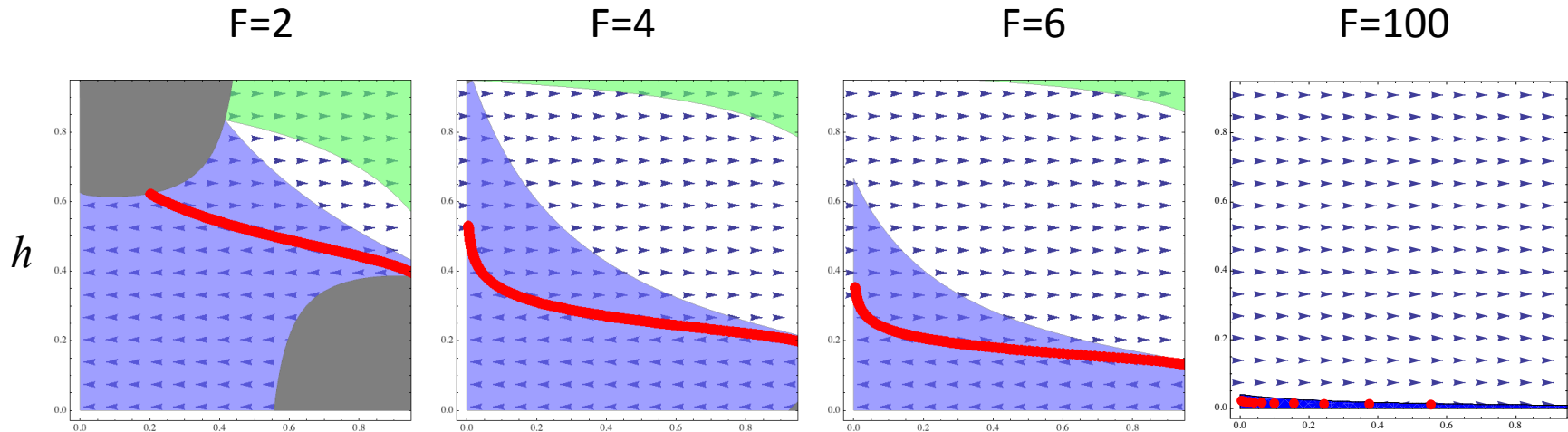
$s=0.8$

Asymmetric $c_1=0.2$ $c_2=0.8$

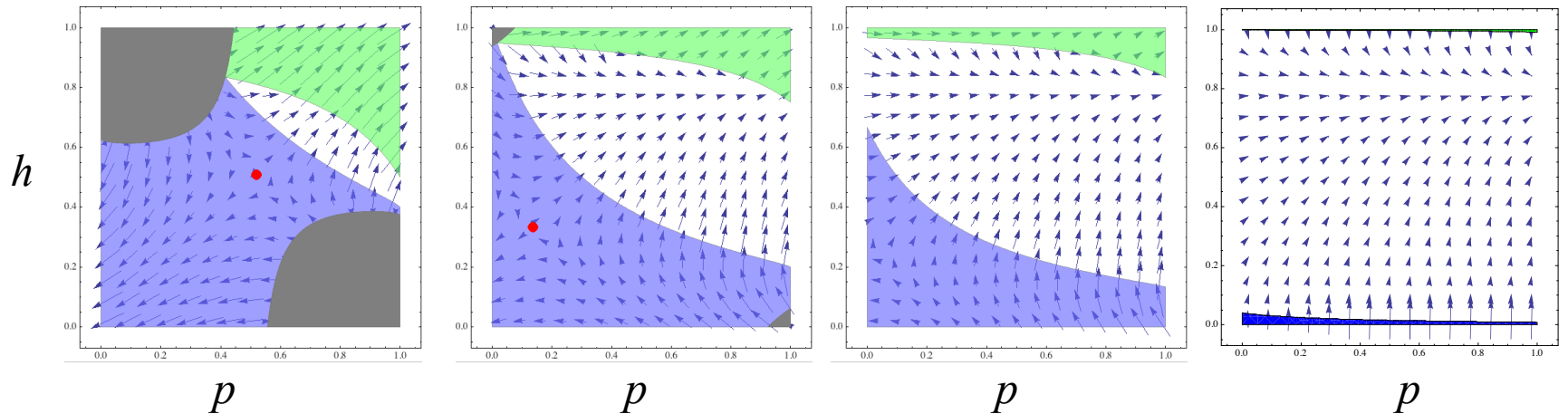
Moderately strong trade-off $\gamma = 0.8$



Seule l'adaptation
locale évolue



Adaptation locale et
choix d'habitat
évoluent conjointement

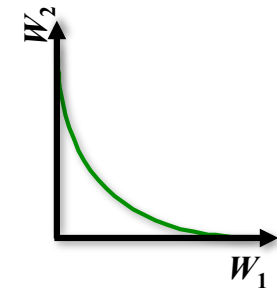


Résultats : La nouvelle variété est plus présente ou plus productive - compromis fort

$s=0.8$

Asymmetric $c_1=0.2$ $c_2=0.8$

Very strong trade-off $\gamma = 0.2$



Seule l'adaptation
locale évolue

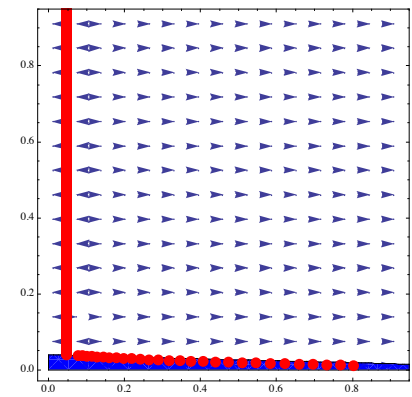
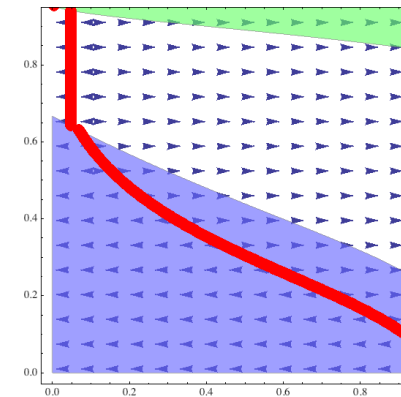
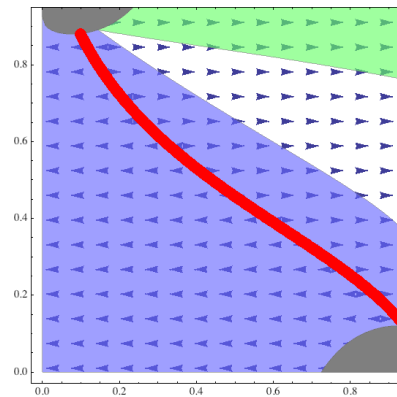
h

$F=2$

$F=4$

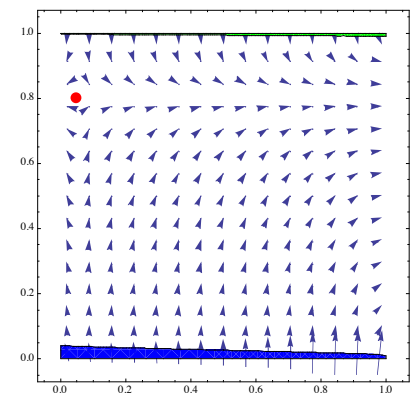
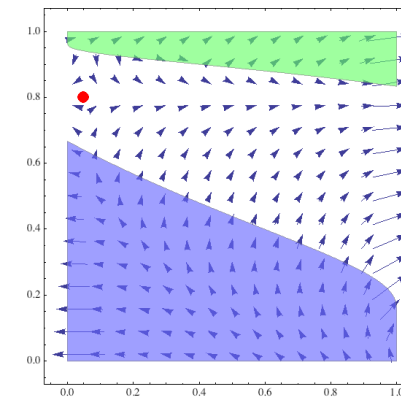
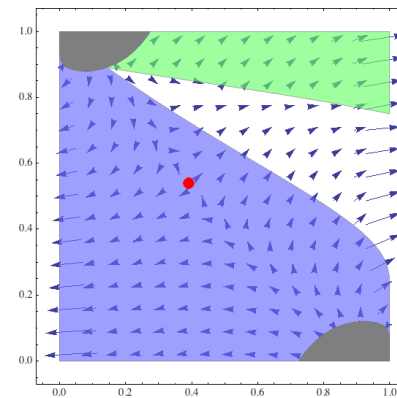
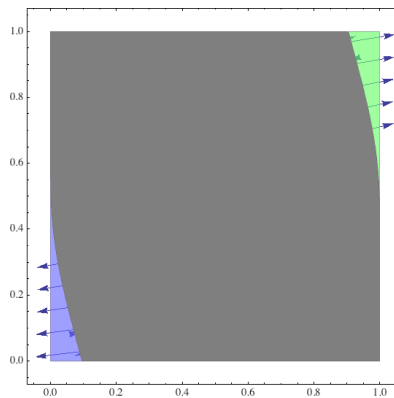
$F=6$

$F=100$



Adaptation locale et
choix d'habitat
évoluent conjointement

h



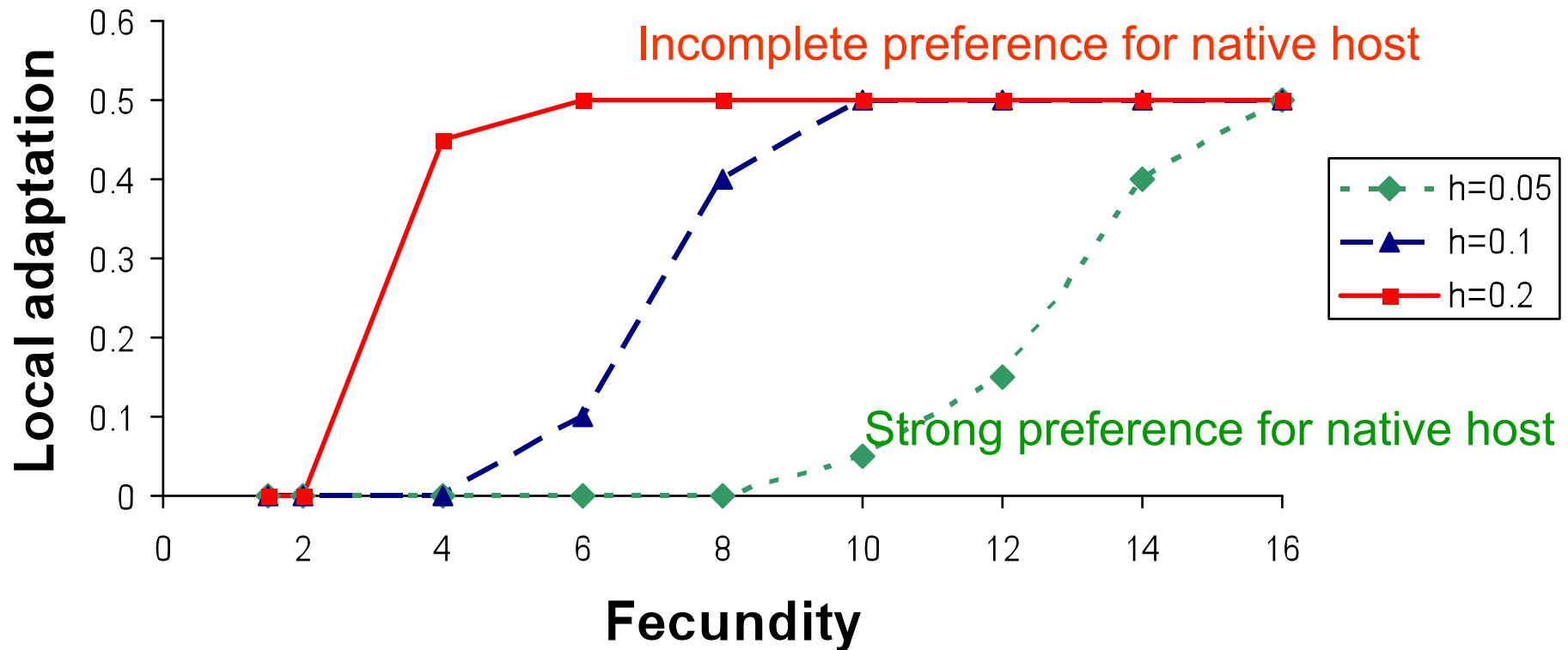
p

p

p

p

End-point of local adaptation to a new host as a function of host preference



$F=1.5$:

extinction if $p=0.5$ whatever host preference ;

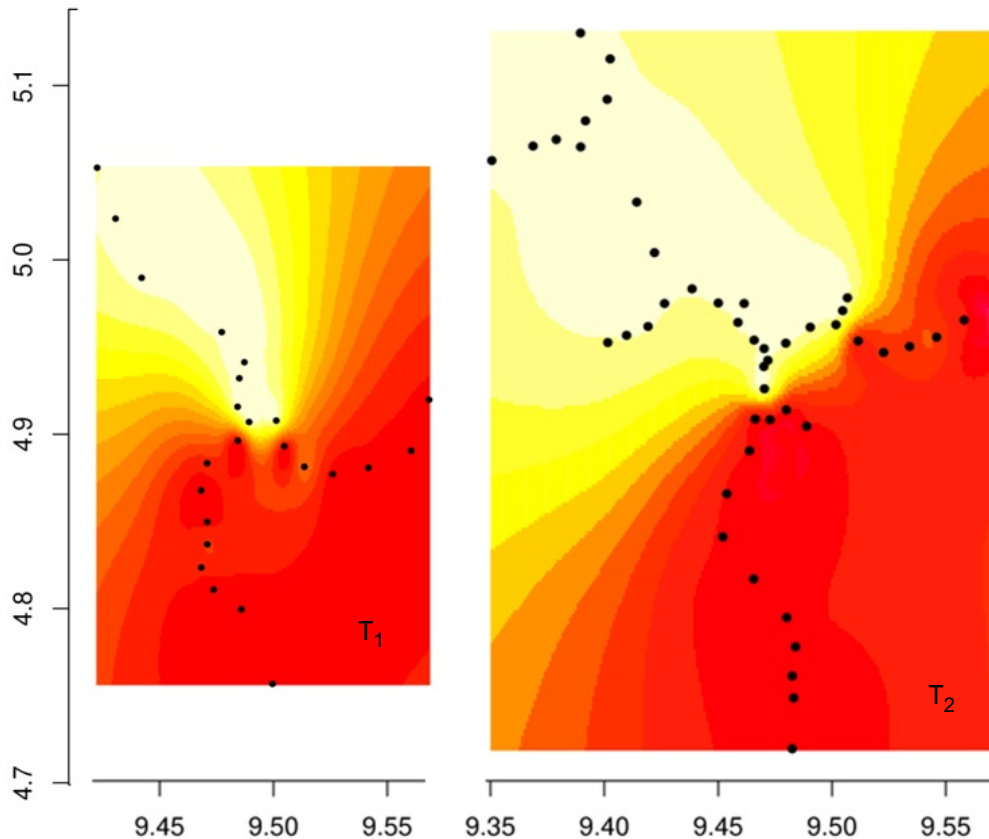
extinction if $h=0.5$ (random dispersal) whatever initial local adaptation

A la recherche des clines

15 locus microsat.

Env. 50 sites (bananiers) x 4 isolats / bananier

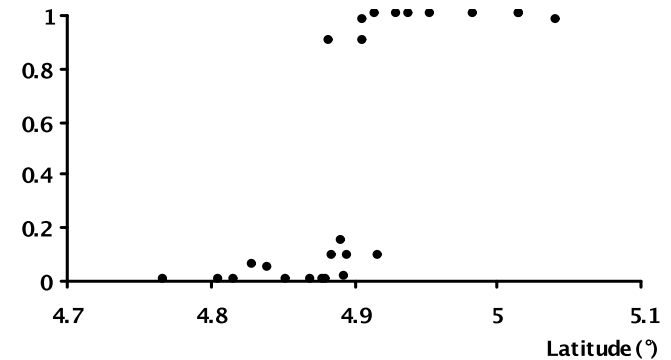
Deux dates : 2006 et 2008 séparées par env. 16 cycles sexuels



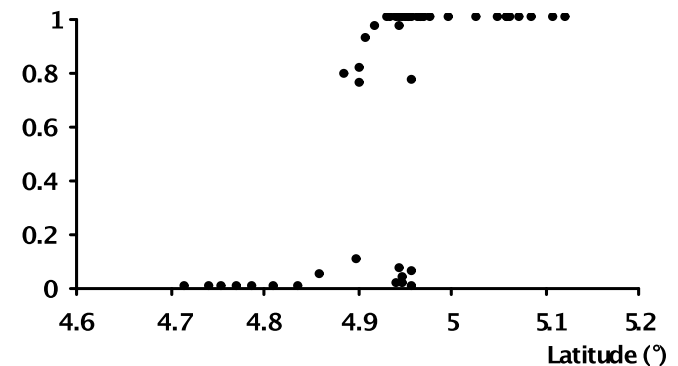
2 ans \approx 16 gen

$F_{st} = 0.127 \rightarrow 0.09$

Posterior probability of belonging to cluster 1 (T_1)

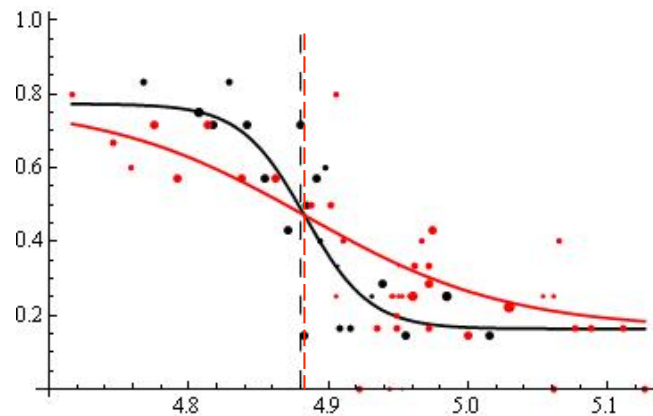


Posterior probability of belonging to cluster 1 (T_2)



- Position de la discontinuité quasi similaire
- Diminution de la différenciation génétique

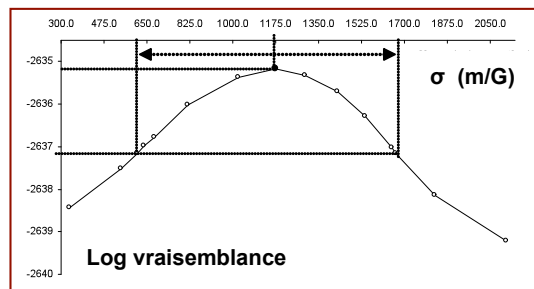
Implémentation du modèle de clines neutres dans un cadre statistique de « maximum de vraisemblance »



8 locus / 15 : Clines à T_1

- s'aplatissent entre T_1 et T_2 (= augmentation de la largeur !)

- le coefficient d'aplatissement est similaire pour tous les locus !



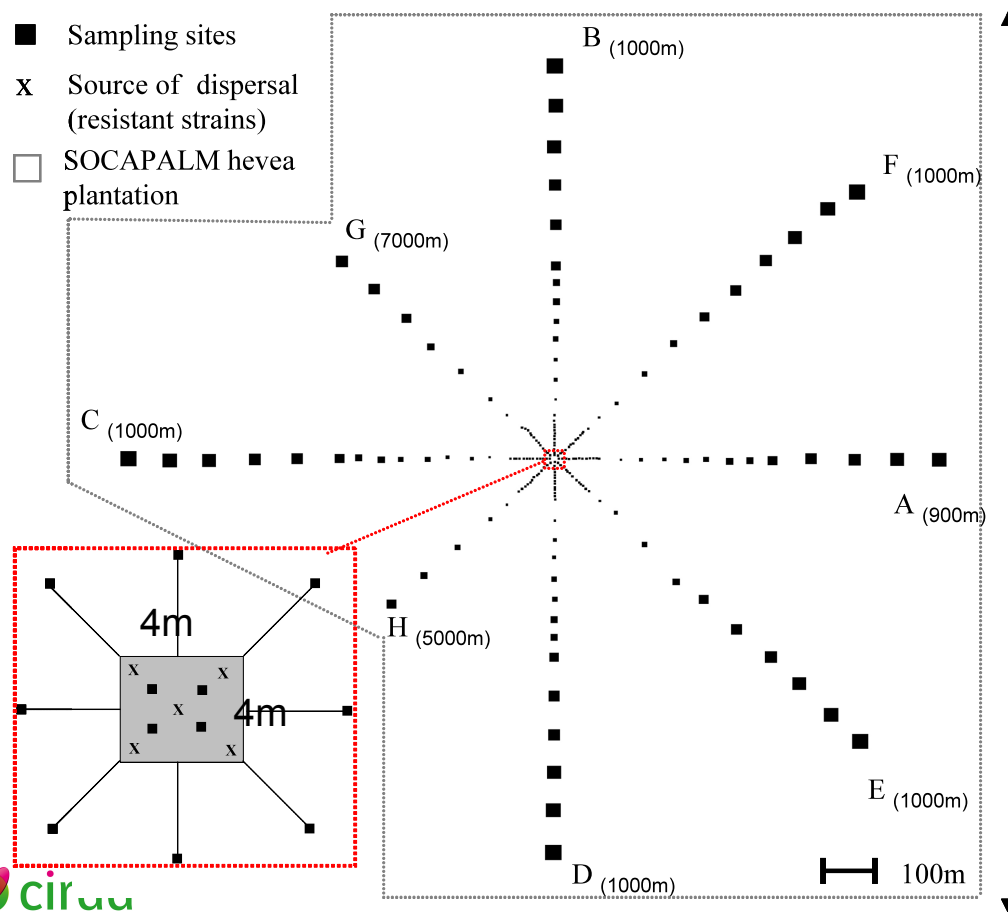
$\sigma = 1175$ m/génération (559 m - 2402 m)

• Implantation de 2 dispositifs au sein d'une jeune plantation d'hévéa :



✓ Zone "saine" & sans barrières à la dispersion

✓ Souches resistance à un fongicide dans un environnement extérieur ou cette resistance est absente



• 8 directions (car pas d'a priori)

• Total de ~ 600 bananiers

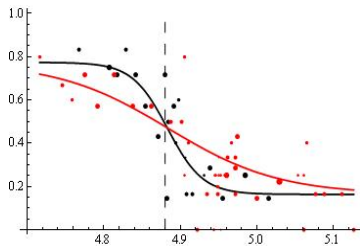
✓ 0-100m (1 site / 8m)

✓ 100-500m (1 site / 50m)

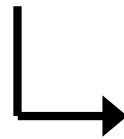
✓ 500-1000m (1 site / 100m)

• Augmentation de la surface de réception avec la distance à la source

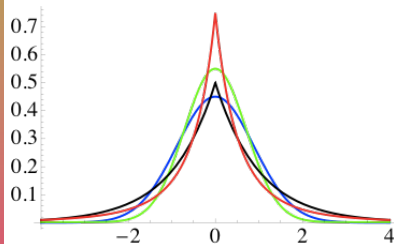
Deux estimations de la dispersion cohérentes...et complémentaires



- Moyennée sur 15 générations
- Épidémie installée (espace occupé)



$$\checkmark R = \frac{\sigma(\text{indirect})}{\delta(\text{direct})} = \frac{1175}{210} \approx 5$$



- Mesurée sur 1 génération \neq
- Colonisation d'un espace vide
- Noyau à queue lourde



$R \approx 2$ (Alisier des bois)

Oddou Muratorio & Klein (2008)



$R \approx 10$ (genre heliconius)

Mallet et al. 1990



$R \approx 3$ (Lezard des forêts)

Sumner et al. 2001